

榕树的性别进化

吴涛¹, 符悦冠², 牛黎明², 胡好远³, 潘贤丽^{4*}

(1. 海南大学环境与植物保护学院, 海南 儋州 571737; 2. 中国热带农业科学院环境与植物保护研究所, 海南 儋州 571737;
3. 安徽师范大学生命科学学院, 安徽 芜湖 241000; 4. 海南大学应用科技学院, 海口 571101)

摘要: 阐述了榕树性别进化的三种理论: 气候选择压力说、非传粉小蜂的选择压说和有限榕树种群维持榕小蜂种群说。并对未来有关榕树性别进化研究进行了展望。

关键词: 榕树; 植物性别进化; 雌雄同株; 雌全雌雄异株

中国分类号: Q941.2

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2009)04-0413-06

The Evolution of Sex in *Ficus* spp.

WU Tao¹, FU Yuan-guan², NIU Li-ming², HU Hao-yuan³, PAN Xian-li^{4*}

(1. College of Environment and Plant Protection, Hainan University, Danzhou 571737, China; 2. Institute of Environment and Plant Protection, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Danzhou 571737, China; 3. College of Life Science, Anhui Normal University, Wuhu 241000, China; 4. College of Applied Science and Technology, Hainan University, Haikou 571101, China)

Abstract: The three hypotheses about the evolution of sex in *Ficus* spp. were summarized, such as seasonality, the reduction of non-pollinating fig wasp species, and the persistence of pollinator populations within small groups of trees. The studies on sex evolution of *Ficus* spp. in the future were also discussed.

Key words: Fig; Sex evolution of plant; Monoecious; Gyndioecious

榕树是桑科(Moraceae)榕属(*Ficus*)植物的统称,广泛分布于热带、亚热带地区。全世界共有750种,《中国植物志》正式收录了98种^[1-2]。榕树为蝙蝠、猴子、松鼠、昆虫和多种鸟类提供食物,是热带雨林生态系统中的重要组成部分,是植物界公认的关键物种^[3]。由于榕树具有特殊的隐头花序(hypanthodium),仅有传粉榕小蜂可以进入榕果为榕树传粉,而传粉榕小蜂又只能在榕果中完成发育,故榕树与其传粉榕小蜂形成了特殊的专性互利共生关系^[4]。

除极少数情况外^[5],榕树与榕小蜂是一一对应的专性共生关系^[6-9]。因此,榕树与传粉榕小蜂成为研究传粉昆虫与植物间协同进化的典范^[10-11]。目前对榕树生物学^[12-13]、分子系统学^[14-15]、小蜂生物学^[16]和行为学^[17]的研究报道很多。国内对榕树与榕小蜂的研究始于20世纪80年代^[18],多注重于

榕树与榕小蜂间相互关系^[19-20]和小蜂行为学^[21]的研究。

根据古生物学家对化石的研究,榕树最早出现于白垩纪(1亿至6500万年前)^[22]。根据榕小蜂线粒体COI序列和化石年代推算,榕树-榕小蜂共生体系已经存在了约9000万年^[23]。这说明榕树-榕小蜂共生关系基本上随着榕树的出现而出现的,榕树的进化必将从根本上影响共生系统的进化。经过漫长的进化过程,榕树已演化成有750种、遍布热带亚热带地区、有雌雄同株与雌全雌雄异株两种性别类型的植物类群。在这一过程中,榕树的祖先具有哪些特征,后期有哪些方面的进化以及进化的原因,逐渐成为生物学家们关注的问题,成为人们研究共生关系的一个突破口。

关于榕树的性别进化问题,国际生物学界虽已提出了一些理论,但仍然没有彻底解决^[24-25]。而国

内也没有就榕树-榕小蜂共生系统进行专门的论述。但榕树的性别进化影响与榕树专一性共生的榕小蜂,影响整个共生系统的进化与稳定,因此有必要予以解释说明。本文在概述榕树性别的基础上,总结榕树性别进化的相关理论及研究成果,为国内学者在榕树-榕小蜂共生系统方面的研究提供理论基础。

1 榕树的性别

榕树处于繁殖期时,枝头上会出现一种小果,我们称为榕果或隐头花序。它是一个球形中空的花托,有许多的小花着生在球形花托的内侧,整个花托看起来就像一个浑圆的果实。榕树的性别主要根据果实内部的雌花、雄花、瘿花的分布状况来判断^[10]。

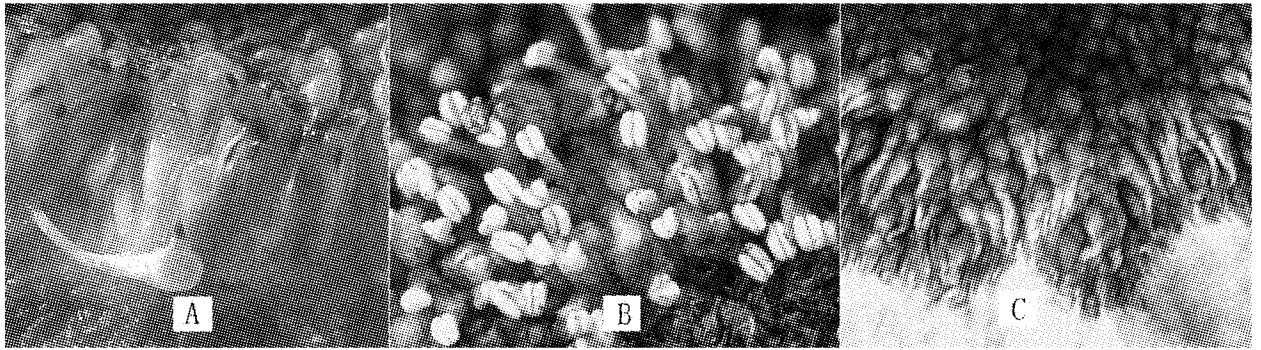


图 1 大果榕中的雌花(A)、雄花(B)和瘿花(C)

Fig. 1 Female (A), male (B) and galls flowers (C) in *Ficus auriculata*

雄花(图 1B)可产生花粉,分布在雌花间或者呈一排或几排围在榕小孔(位于隐头花序顶端,与外界相通,便于传粉小蜂出入的小孔)四周。当榕果内的种子发育完全而脱落时,雄花的发育完成,出现花药。传粉榕小蜂在爬出成熟榕果、钻入待授粉榕果的过程中,完成传粉^[28]。

瘿花(图 1C)是存在于特定时期的榕树组织。榕小蜂在雌花子房内产卵后,子房内的某些组织无性增殖而膨大,使其远大于一般的雌花,被称为瘿花^[29-30]。当雌花中有小蜂发育时,一部分雌花就由于小蜂的作用转化为瘿花。

小蜂向榕果内产卵之前,榕果内仅有雌花和雄花;小蜂产卵之后,榕果内的一部分雌花会转变为瘿花。不管是雌花、雄花还是瘿花,一般都较小,直径仅几毫米。榕果内花的数量一般随榕果体积的变化而有很大差异:在直径为 0.5 cm 的榕果内,可能只有几十朵;在 1 cm 的榕果内可能有 300 ~ 400 朵;在 3 cm 的榕果内可能有 2 500 朵;在大果榕中

1.1 榕树的花

榕树的花主要有 3 种:雌花、雄花和瘿花(图 1)。

雌花(图 1A)由花梗、花柄、子房、柱头 4 部分组成。柱头形态多样,在开花期排列整齐,相互接触、联生或粘联在一起^[26-27]。雌雄异株与雌雄同株的花柱各异:雌雄同株的柱头分为多层,而雌雄异株的花柱主要分为长花柱花层(long-styled flowers)和短花柱花层(short-styled flowers)两种。长花柱花分布在雌株中,有雌花功能,产生种子;短花柱花分布在雄株中,失去雌花功能不产生种子,传粉榕小蜂利用它来繁殖后代。Valdeyron 认为雌果与雄果的花柱长度差异可能是由遗传决定的^[26]。

可能有上万多朵^[10]。

1.2 榕树的性别

根据有功能的雄花(发育成花粉)与雌花(发育成种子)是否存在于同一个榕果内,可将榕树分为雌雄同株与雌全雌雄异株两种。榕树中约一半的种类是雌雄同株(monoecious),一半是雌全雌雄异株(gynodioecious)^[2,24,32-33]。

当小蜂在榕果产卵后,每个榕果内均有雌花、雄花、瘿花存在,传粉榕小蜂的后代和榕树种子在同一榕果内发育,这种类型的榕树称为雌雄同株^[24-33],所有雌花都有发育成种子的可能^[34-35]。

榕果内仅有雌花,没有雄花,能产生种子,称为雌树(seed fig);榕果内同时存在雄花与瘿花,称为雄树(gall fig)。雌树的榕果内没有雄花,但可以找到可能是由雄花退化而成的中性花。这种类型的榕树不是植物界中通常意义上的雌雄异株,我们称之为雌全雌雄异株(gynodioecious)^[24,31-33]。传粉榕

小蜂的后代和榕树种子在同一种榕树的不同植株上发育。

但雄树与雌树表面上并无明显差别,甚至连传粉小蜂也无法区分,仅可以根据榕果内部雌花、雄花和瘦花分布情况来区分^[10]:雄株中存在瘦花与雄花;而雌株中存在雌花,有时存在中性花。

2 榕树的性别进化

榕树具有两种性别类型:雌雄同株与雌全雌雄异株^[10]。大多数学者倾向于先出现雌雄同株,后出现雌全雌雄异株的说法。一般认为性别进化的路线是 monoecious → gynodioecious^[24-25,32,36-37]。这种性别进化趋势被多方面的研究所证实:

2.1 气候选择压力说

Kjellberg 等 1982~1984 年对雌雄异株榕树 *Ficus carica* 进行观察,提出气候选择压力是榕树从雌雄同株进化为雌雄异株的假设^[37]。在种群水平上,雌雄同株种类的榕果产量一般具有明显的季节性:在一年的特定季节榕果量很大^[38-40]。而雌雄异株榕树则不同:雄株上的榕果全年都可以处于榕果开放期,即使是同一株树上,可能有处于不同发育时期的榕果;而雌株上的榕果在冬季极少进入榕果开放期,具有明显的季节性^[41]。雄株的分布比雌株广泛,在季节性明显的地区更易找到雌雄异株种类^[42]。因为季节明显地区榕树的结果量比不明显地区的要少,为了防止榕树结果期同步、榕小蜂种群迅速降低的情况,需要由雌雄同株进化为雌雄异株,并呈现上述雌株与雄株的结果规律。

2.2 非传粉小蜂的选择压说

Kerdelhué 根据雌雄同株种类 *Ficus sur* 中出现的柱头分层现象及各层的小蜂及种子量,提出非传粉小蜂对共生系统的作用导致雌雄同株进化为雌雄异株的理论^[36]。在雌雄同株种类中,根据柱头长短大致可以分成 4 层^[36,43]:传粉小蜂层(为短柱头层,一般形成瘦花,有传粉小蜂及其寄生蜂)、造瘦者层(为中等柱头层,形成瘦花,有造瘦者及其寄生者)、造瘦者-种子混合层(为次长柱头层,有少量种子、能被非传粉榕小蜂利用)和种子层(为长柱头层,形成种子)。传粉小蜂层和种子层共同维持了共生体系的稳定。如果造瘦者层的柱头数量超过某个阈值,即非传粉小蜂数量超过一定范围,对榕树-榕小蜂共生体系的稳定构成威胁。那么榕树将

向减少造瘦者层的方向进化,即形成更多的长柱头层或短柱头层。在一个稳定的雌雄同株榕种群中,长短柱头雌花的比例由两种选择压力决定:第一种是产生雌花的数量最大化。随着雌花数量的增多,由于空间的竞争,大量的花就必然出现柱头长短的差别,出现各种柱头长度的雌花^[43];第二种是功能性雌株与功能性雄株之间的竞争。一方面,某些树内部产生越来越长的长花柱雌花,而另一些树将产生越来越短的短花柱雌花;另一方面,产生最大数量的雌花过程中,必将会产生更多的供非传粉小蜂生存的中等长度柱头层。只要非传粉小蜂利用的能量没有超过某个阈值,处于榕树-榕小蜂共生系统的承受范围内,就不会加速上述的任一过程,榕树的进化策略将保持不变,仍然是雌雄同株。但是如果非传粉小蜂的数量过于庞大,加速了上面的某一个进化过程,那么榕树将进化为雌雄异株^[36]。

由这一理论至少可得到 3 个推断:1. 由于进化的选择作用,雌雄异株榕树中非传粉小蜂的种类与数量都要少于雌雄同株种类;2. 在雌雄异株榕树中的非传粉小蜂几乎都是传粉小蜂的寄生者;3. 在雌雄同株榕树中,只有约一半的非传粉小蜂是寄生者,其它的都是造瘦种类。目前的研究结论支持这种推断,证实了此种理论的正确性。

2.3 有限榕树种群维持榕小蜂种群说

Kameyama 用计算机对雌雄异株的 *Ficus schwarzi* (生长在树下的低矮小灌木)的种群数量、小蜂授粉成功率、雌花花期、前后两次小蜂出蜂间隔期等参数进行运算,探讨在某个时期榕树和榕小蜂共生关系维系的情况,得出有限榕树种群为维持榕小蜂种群的需要导致雌雄同株进化为雌雄异株的结论^[33]。当榕树进入灌木层这一生态位时,由于其在单位面积内的种群数量有限,而它的传粉小蜂不像高大榕树的传粉小蜂一样能顺风进行遥远的飞行。如果这种榕树本身种群密度低,同时采取雌雄同株的生殖策略,那么将面临传粉小蜂灭绝的危险,进而导致其自身的灭绝。为了保持一定数量的小蜂的存在,就必须缩短两次传粉小蜂出蜂的间隔期。Kameyama 发现当缩短小蜂出蜂的间隔时,可以在很长一段时间内维持小蜂种群数量不变。而雌雄同株进化为雌雄异株,雄株的出现可以缩短小蜂出蜂的间隔。Kameyama 找到 *F. schwarzi* 的一种突变体,它每年结果次数增加。通过统计分析表

明, 仅仅改变榕果结果的间隔期, 不能增加榕树的适应性, 而实行雌雄异株的繁殖策略, 缩短小蜂出蜂的间隔期, 才能从根本上维持共生系统。因此, 在榕树进入灌木层这一生态位时, 受到小蜂扩散程度的制约, 倾向于采用雌雄异株的生殖策略^[33]。

3 讨论

植物雌雄异株可以避免近亲交配、种群遗传多样性的退化、自交不亲和性和遗传衰退^[44-45], 目前普遍认为植物性别的进化过程为: monoecious(雌雄同株)→gyndioecious(雌全雌雄异株)→dioecious(雌雄异株)^[44,46-48]。榕树的性别进化遵循这一进化规则的同时, 还有许多不明之处需要说明:

3.1 目前的3种理论的不足之处

众多学者虽然认同榕树中雌雄异株是由雌雄同株进化而来的理论, 但是对具体进化的原因又各持己见^[33,36-37]。每一种理论都有其合理性, 但又都有其不足, 无法完全解释榕树性别进化的问题, 因而受到诸多质疑^[25,32-33]: (1)“气候选择压力学说”得到的结果是由于榕树由热带地区向亚热带地区扩展, 出现了性别分化。但热带地区的雌雄异株种类也有很多, 同时亚热带地区也有一些雌雄同株种类, 不符合气候选择的性别进化学说; (2)非传粉小蜂由于大部分在果外产卵, 受到榕果上捕食者的作用, 其种群数量不可能很大, 对柱头分层的作用效果有限。同时由于小蜂产卵器可以达到榕果内大部分的雌花, 所以柱头分层理论和“非传粉小蜂的选择压说”也存在一定的问题; (3)“有限榕树种群维持榕小蜂种群说”的基础是雌雄异株榕树为灌木。但并不是所有的雌雄异株榕树都是灌木或藤本, 大果榕和斜叶榕(*Ficus tinctoria*)就是例外。且对于大部分榕树来说, 小蜂的发育时间和种子的发育时间是一样的, 不存在很大的区别。

因此榕树性别进化理论, 还需要进一步完善, 才能更好的解释榕树性别进化问题。雌雄异株相对于雌雄同株植物来说, 需要雌株与雄株同时存在, 需要更多的植株才能保证种群的繁衍^[24,31]。这使雌雄同株植物在某些情况下尤其是种群数量少时具有一定的优势, 也使雌雄同株进化为雌雄异株的理论受到挑战。

3.2 榕树性别决定方式的不明阻碍榕树性别进化的进一步研究

Condit 等的细胞学检测表明榕树染色体大部分是二倍体类型(2n)^[49], 且榕树的性别至少是由两个等位基因(*GgAa*)控制的: 其中 *Gg* 控制柱头的长短, *Aa* 控制雄蕊的有无^[14,26]。对垂叶榕(*Ficus benjamina*, 雌雄同株)榕果内种子与瘦花的统计表明, 柱头长短并不能完全导致雌花与瘦花的分化^[50], 可能还有其它基因共同影响着榕树的性别。

由于不清楚榕树的性别决定方式, 无法利用生物化学或分子生物学手段快速分析榕树的性别功能基因, 延长了榕树性别进化研究的周期, 也无法估量榕树性别转化的难度。

3.3 榕树性别的回复进化也给性别进化研究带来困难

Weiblen 对 46 种榕树进行研究, 认为榕树由雌雄同株进化为雌雄异株, 且两次回复突变为雌雄同株^[14]。使榕树性别进化研究面临严峻的挑战。

榕属植物约有 750 种^[2], 目前仅对数十种榕树进行了研究, 提出的理论还很不完善。对榕树性别决定机制的认识还有待于对更多的榕树进行深入的研究。

参考文献

- [1] Zhang X S (张秀实), Wu Z Y (吴征镒), Cao Z Y (曹子余). *Moraceae* [M]// *Flora Republicae Popularis Sinicae Tomus 23* (1). Beijing: Science Press, 1998: 66-129. (in Chinese)
- [2] Berg C C. Classification and distribution of *Ficus* [J]. *Experientia*, 1989, 45: 605-611.
- [3] Lambert F R, Marshall A G. Keystone characteristics of bird-dispersed *Ficus* in a Malaysian lowland rain forest [J]. *J Ecol*, 1991, 79: 793-809.
- [4] Ramirez B W. Coevolution of *Ficus* and Agaonidae [J]. *Ann Miss Bot Gard*, 1974, 61: 770-780.
- [5] Patel A, Hossaert M M, Mckey D. *Ficus*-pollinator research in India: Past, present and future [J]. *Curr Sci*, 1993, 65: 243-253.
- [6] Ramirez B W. Host specificity of fig wasps (Agaonidae) [J]. *Evolution*, 1970, 24: 680-691.
- [7] Corner E J H. An introduction to the distribution of *Ficus* [J]. *Reinwardtia*, 1958, 4: 325-355.
- [8] Joseph K J. On a collection of fig insects (Chalcidoidea: Agaontidae) from French Guiana [J]. *Proc Ront Soc Lond (B)*, 1959, 28: 29-36.
- [9] Hill D S. Figs (*Ficus* sp.) and fig-wasps (Chalcidoidea) [J]. *J Nat Hist*, 1967, 1: 413-434.

- [10] Weiblen G D. How to be a fig wasp [J]. *Ann Rev Entomol*, 2002, 47: 299–330.
- [11] Ma W L(马炜梁), Chen Y(陈勇), Li H Q(李宏庆). A summarize of the study on fig trees and its pollinators [J]. *Acta Ecol Sin(生态学报)*, 1997, 17: 210–215.(in Chinese)
- [12] Jousselein E, Hossaert M M, Vernet D, et al. Egg deposition patterns of fig pollinating wasps: Implications for studies on the stability of the mutualism [J]. *Ecol Entomol*, 2001, 26: 602–608.
- [13] Berg C C. Distribution of African Taxa of *Ficus* (Moraceae) [J]. *Mitt Inst Allg Bot Hamburg*, 1990, 23: 401–405.
- [14] Weiblen G D. Phylogenetic relationships of functionally dioecious *Ficus* (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology [J]. *Amer J Bot*, 2000, 87: 1342–1357.
- [15] Weiblen G D. Phylogenetic relationships of fig wasps pollinating functionally dioecious *Ficus* based on mitochondrial DNA sequences and morphology [J]. *Syst Biol*, 2001, 50: 243–309.
- [16] Pereira R A S, Teixeira S D P, Kjellberg F. An inquiline fig wasp using seeds as a resource for small male production: A potential first step for the evolution of new feeding habits [J]. *Biol J Linn Soc*, 2007, 92: 9–17.
- [17] Ayasse M, Paxton R J, Tengo J. Mating behavior and chemical communication in the order Hymenoptera [J]. *Ann Rev Entomol*, 2001, 46: 31–78.
- [18] Ma W L(马炜梁), Wu X(吴翔). A preliminary study of symbioses between *Blastophaga pumilae* Hill (Hymenoptera) and *Ficus pumila* L. (Moraceae) [J]. *Acta Ecol Sin(生态学报)*, 1989, 9: 9–14.(in Chinese)
- [19] Yang C Y(杨成云), Wang R W(王瑞武), Zhao G F(赵桂仿), et al. Diet of non-pollinating wasps and their impact on the stability of fig-pollinator wasp mutualism [J]. *Zoolog Res(动物学研究)*, 2005, 26: 379–385.(in Chinese)
- [20] Guan J M(管俊明), Peng Y Q(彭艳琼), Yang D R(杨大荣). Host sanctions in fig-fig wasp mutualism [J]. *Biodiv Sci(生物多样性)*, 2007, 15: 626–632.(in Chinese)
- [21] Zhen W Q(甄文全), Huang D W(黄大卫), Yang D R(杨大荣), et al. Oviposition behaviour of *Philotrypesis pilosa* Mayr (Hymenoptera: Agaonidae) [J]. *Acta Entomol Sin(昆虫学报)*, 2004, 47: 365–371.(in Chinese)
- [22] Collinson M E. The fossil history of the Moraceae, Urticaceae (including Cecropiaceae), and Cannabaceae [M]// Crane R, Blackmore S. *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae*. Oxford: Clarendon, 1989: 319–357.
- [23] Machado C A, Jousselein E, Kjellberg F, et al. Phylogenetic relationships, historical biogeography and character evolution of fig-pollinating wasps [J]. *Proc Royal Soc B Biol Sci*, 2001, 268: 685–694.
- [24] Harrison R D, Yamamura N. A few more hypotheses for the evolution of dioecy in figs (*Ficus*, Moraceae) [J]. *Oikos*, 2003, 100: 628–635.
- [25] Chen Y R(陈颖儒). A revision of the pathway from monoecious species to dioecious species in *Ficus* (Moraceae) — Based on pollinators' relative ovipositor lengths and seed/pollinator production [J]. *Formosan Entomol(台湾昆虫)*, 2005, 25: 119–125. (in Chinese)
- [26] Valdeyron G, Lloyd D G. Sex differences and flowering phenology in the common fig, *Ficus carica* L. [J]. *Evolution*, 1979, 33: 673–685.
- [27] Compton S G, Nefdt R J C. The figs and fig wasps of *Ficus burtt-davyi* [J]. *Mitt Inst Allg Bot Hamburg*, 1990, 23: 441–450.
- [28] Frank S A. The behavior and morphology of the fig wasps *Pegoscapus assuetus* and *P. jimenezi*: Descriptions and suggested behavioral characters for phylogenetic studies [J]. *Psyche*, 1984, 91: 289–308.
- [29] Storey W B. *Figs* [M]// Janicke J, Moore J N. *Advances in fruit breeding*. West Lafayette: Purdue University Press, 1975: 568–589.
- [30] Janzen D H. How to be a fig [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 1979, 10: 13–51.
- [31] Zhen W Q(甄文全). Studies on oviposition behavior and ecology of fig wasps in China [D]. Beijing: Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, 2004: 1–176. (in Chinese)
- [32] Greeff J M, Compton S G. Can seed protection lead to dioecy in *Ficus*? [J] *Oikos*, 2002, 96: 386–388.
- [33] Kameyama T, Harrison R, Yamamura N. Persistence of a fig wasp population and evolution of dioecy in figs: A simulation study [J]. *Res Popul Ecol*, 1999, 41: 243–252.
- [34] Condit I J. The structure and development of flowers in *Ficus carica* L. [J]. *Hilgardia*, 1932, 6: 443–481.
- [35] Neeman G, Galil J. Seed set in the 'male syconium' of the common fig, *Ficus carica* L. (Caprificus) [J]. *New Phytol*, 1978, 81: 375–380.
- [36] Kerdelhué C, Rasplus J-Y. The evolution of dioecy among *Ficus* (Moraceae): An alternative hypothesis involving non-pollinating fig wasp pressure on the fig-pollinator mutualism [J]. *Oikos*, 1996, 77: 163–166.
- [37] Kjellberg F, Gouyon P H, Ibrahim M, et al. The stability of the symbiosis between dioecious figs and their pollinators: A study of *Ficus carica* L. and *Blastophaga psenes* L. [J]. *Evolution*, 1987, 41: 693–704.
- [38] Milton K, Windsor D M, Morrison D W. Fruiting phenologies of two neotropical *Ficus* species [J]. *Ecology*, 1982, 63: 752–762.
- [39] Bajjnath H, Ramcharan S. Aspects of pollination and floral development in *Ficus capensis* Thumb (Moraceae) [J]. *Bothalia*, 1983, 14: 883–888.
- [40] Wharton R A, Tilson R L. Asynchrony in a wild population of *Ficus sycomorus* L. [J]. *S Afr J Sci*, 1980, 76: 478–480.
- [41] Balakrishnan N P, Abdurahiman U C. Population dynamics of the fig wasps *Kradibia gestroi* (Grandi) (Hymenoptera, Chalcidoidea, Agaonidae) from *Ficus exasperata* Vahl [J]. *Proc K Ned Akad Wet*, 1984, 67: 365–375.
- [42] Berg C C. Floral differentiation and dioecism in *Ficus* (Moraceae) [M]// Kjellberg F, Valdeyron G. *Minisymposium: Figs and Fig Insects*. Montpellier, France: CNRS, 1984: 15–25.

- [43] Verkerke W. Structure and function of the fig [J]. *Experientia*, 1989, 45: 612–622.
- [44] Spencer C H B. The evolution of plant sexual diversity [J]. *Nature*, 2002, 3: 274–284.
- [45] Kato M, Nagamasu H. Dioecy in the endemic genus *Dendrocacalia* (Compositae) on the Bonin (Ogasawara) Island [J]. *J Plant Res*, 1995, 108: 443–450.
- [46] Lloyd. The distributions of gender in four angiosperm species illustrating two evolutionary pathways to dioecy [J]. *Evolution*, 1980, 34: 123–134.
- [47] Robynn K S, Kent E H. The genetics of sex determination in stinging nettle (*Urtica dioica*) [J]. *Sex Plant Reprod*, 2007, 20: 35–43.
- [48] Cj W. Empirical studies: Evolution and maintenance of dimorphic breeding systems [M]// *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Berlin: Heidelberg, New York: Springer, 1999: 61–96.
- [49] Condit I J. Cytological studies in the genus *Ficus*. III. Chromosome numbers in sixty-two species [J]. *Madrono*, 1964, 17: 153–155.
- [50] Rao J Y(尧金燕), Zhao N X(赵南先), Chen Y Z(陈贻竹), et al. Effects of ovary stratification on the reproduction of fig seeds and pollinating wasps in *F. benjamina* L. [J]. *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni*(中山大学学报: 自然科学版), 2005, 44: 271–274. (in Chinese)